第 37 卷第 2 期
2017 年 1 月

生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37, No.2
Jan., 2017

DOI: 10.5846/stxb201507041414
苏文华,崔凤涛,赵元蛟,周睿,张光飞,曹建新.云南松球果延迟开放及其植冠种子库.生态学报,2017,37(2):541-548.
Su W H, Cui F T, Zhao Y J, Zhou R, Zhang G F, Cao J X. Canopy seed bank and serotinous cones of *Pinus yunnanensis* forests. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(2):541-548.

云南松球果延迟开放及其植冠种子库

苏文华[1,*],崔凤涛[1],赵元蛟[1],周　睿[1],张光飞[1],曹建新[2]
1 云南大学生态学与地植物学研究所, 昆明　650091
2 云南省林业科学院, 昆明　650201

摘要:植物果实成熟后在植冠中宿存延迟鳞片开放释放出种子,是易火生境中植物的一种常见适应性状。以分布于昆明西郊的云南松为研究对象,调查了云南松植冠中保存球果的数量、鳞片开闭状况、球果年龄分布和球果内种子的萌发率,以及宿存闭合球果鳞片开放对高温和火烧的响应。结果显示:云南松植冠中除有当年成熟球果外,还有 1a 到 7a 前成熟的鳞片闭合球果,以及 1a 到 8a 前成熟的鳞片开放球果。宿存闭合球果中有可萌发的种子,种子的萌发率随球果宿存时间的延长而下降,宿存 9a 球果中的种子平均萌发率仅为 2.9%。每 100m^2林地的植冠中储存有大约 10^5粒有活力的种子,是近 3 年平均种子产量的 2 倍。宿存的各年球果在宿存期间每年会有一些球果的鳞开放释放出种子,一般在成熟后的 8a 内所有球果逐渐开放释放出种子。40℃以上的温度可诱导球果鳞片开放,球果开放时间随着烘烤温度的升高而缩短。过火后云南松释放种子的数量约为非过火地段年均释放种子量的 2.6 倍,过火地段云南松释放种子的萌发率为(69.8 ±22.8)%。研究结果表明,云南松具有非严格植冠种子库,地面火可诱导植冠中的闭合球果鳞片开放释放种子,球果在植冠中最长宿存和延迟开放的时间与种子存活的时间基本一致;每年自然释放和过火后释放的种子都由多年成熟的种子组成;云南松球果延迟开放可能与生境易发生林火有关。
关键词: 云南松;球果;延迟开放;植冠子库;火生态

Canopy seed bank and serotinous cones of *Pinus yunnanensis* forests

SU Wenhua[1,*], CUI Fengtao[1], ZHAO Yuanjiao[1], ZHOU Rui[1], ZHANG Guangfei[1], CAO Jianxin[2]
1 *Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming* 650091, *China*
2 *Yunnan Academy of Forestry, Kunming* 650201, *China*

Abstract: Canopy seed banks and serotinous adaptations are particularly prominent in fire-prone ecosystems. In this study, we recorded the number of open and closed cones in a *P. yunnanensis* forest, we observed the ripening year of the cones, and investigated the response of closed cones to high temperatures and forest fires. Closed cones could be retained in the canopy for seven years, and open cones nine years. The germination rate of closed cone seeds decreased with increased serotiny time. The germination rate of seeds from cones retained in the canopy for nine years was 2.9%. There were about 100,000 viable seeds in the canopy seed bank per 100-m^2 plot, which was two times higher than the annual seed production. From every cohort, some of the cones would release seeds, and all seeds were released within eight years after maturation. The serotinous cones of *P. yunnanensis* could be induced to open with high temperatures (over 40 ℃). With increasing temperatures, the time to open the cones decreased. The number of released seeds in post-fire plots was 2.6-fold higher than in unburned plots. In addition, the rate of germination was (69.8±22.8)% for released seeds in post-fire plots. These results suggest that *P. yunnanensis* is a weakly serotinous species. Fire significantly increased the release of seeds form the canopy seed bank, whereas the serotiny time was similar to seed longevity in closed cones. Furthermore, released

基金项目:国家自然科学基金项目(31160092)
收稿日期:2015-07-04;　　**网络出版日期:**2016-06-13
*通讯作者 Corresponding author. E-mail: whsu@ynu.edu.cn

seeds in the post-fire and unburned plots originated from cones that ripened in different years. In sum, the serotinous cones for *P. yunnanensis* were adapted to fire in fire-prone habitats.

Key Words: pine; cone; serotiny; canopy seed bank; fire ecology

大多数植物果实一旦成熟就从树冠上脱落或释放种子,形成种子雨掉落至地面,种子随即萌发或等待萌发。未萌发的种子储存在凋落物和土壤中形成土壤种子库[1]。然而,有少数植物果实成熟后不马上释放出种子,而是果实及成熟的种子继续储存在植冠中。如果植冠中的果实直到下一年的果实成熟时还宿存,且未释放出种子,就被称为植冠种子储存或延迟开放(Serotiny)[2-3],并形成植冠种子库[4]。

对植冠种子库的研究最早可追溯到19世纪,已开展了植冠种子库对火烧和干旱的适应,以及植冠种子库的分类[4]、种子释放机制[5]、库内种子活力[6]、积累种子的遗传特征[7-8]、植冠种子库与土壤种子库关系[9-10]和植株的关系[11],还有延迟开放是否需要成本[12]等方面的研究。目前,关于植冠种子库形成的生态意义,一般认为有以下方面:(1)在发生火后,增大种子的供应,最大程度地为下一代幼苗的产生提供种源[3];(2)推迟种子脱落,缓冲了种子产量的年际波动,保证植物在火烧后都能够有足够的种子产生幼苗[4];(3)利用火烧或降雨等调整种子释放时间,在最适宜种子萌发和幼苗建成的时机释放种子[4];(4)保护种子,使火、动物捕食和病菌感染霉烂等造成的种子损失量达到最小[13];(5)增加植物沙漠地区流动沙丘等干扰因素的适应[14]。

具有植冠种子库的植物一般生长在两类地区:野火易发区和干旱地区[4,6,9,15]。在野火易发区已发现1200多种具有植冠种子库的植物[4],在干旱区约40余种[6,14]。野火易发区的延迟开放植物的果实一般可由火或高温促进开放释放种子[5],而干旱区植物的植冠种子库的果实则靠吸湿开裂来释放种子[6]。火和高温诱导的延迟开放被认为是易火生境中植物对火的主要适应性状之一[16]。一个地区生长的植物如具有对火的适应性状(萌生、延迟开放和高温或烟促进种子萌发)则表明火在该区的植物进化和生态系统的维持等方面有重要的作用[16-18]。云南省是森林火灾高发区[19],其野火的历史可追溯到二叠纪晚期[20]。然而,这一区域的植物进化和生态系统维持与火的关系缺乏了解。

在南半球的非洲和澳洲,延迟开放的物种主要集中在柏科、木麻黄科、山龙眼科、桃金娘科、菊科、杜鹃花科和Bruniaceae[4]。在北半球的欧洲和北美洲,具有植冠种子库的种类主要集中在松科、柏科和杉科。其中松科松属植物中96种被检测的物种中有28种被认定为延迟开放物种[4]。亚洲,尤其是中国分布有众多的松科、柏科和杉科植物,但至今未有一种延迟开放树种被报道。

云南松(*Pinus yunnanensis* Franch)是中国西南特有的乔木植物,滇中高原也被认为是云南松的起源和分布中心[21]。目前,云南松林是滇中高原最常见和分布面积最大的森林类型。野外可观察到云南松有球果宿存在植冠,但对宿存时间长短和宿存球果中种子活力等缺乏了解。本文通过对未过火和发生过林火的云南松林植冠中宿存的鳞片开放和闭合球果的野外调查,宿存球果中种子的萌发率的检测,以及温度对球果鳞片开放的影响等的实验研究,揭示云南松植冠种子库的基本特征,探讨云南松是否是火诱导延迟开放物种。研究结果可扩展和加深对植冠种子库的认识,揭示云南松物种的形成与火的关系;加深对本区环境特点和干扰体制以及进化选择压力的了解,为制定出更加合理有效的林火管理措施方案提供科学基础。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究所在区域昆明市地处中国西南滇中高原中部,气候属亚热带气候,年均气温14℃,平均年降水量约为1035mm。由于受西南季风影响,与中国东部的亚热带湿润气候不同,一年分为明显的干湿两季。5—10月为雨季,11月至次年4月为旱季,降水量约为124mm,仅占年降水量的12%。地带性植被与东部湿润常绿阔叶林不同,为半湿润常绿阔叶林。目前,区内最常见的森林是半湿润常绿阔叶林被干扰破坏后形成的次生性

的云南松林。

植冠种子库研究样地设置在昆明市西郊筇竹寺附近的云南松林。样地海拔 1950—2200m。云南松平均树高(10.5±1.8)m, 胸径(37.2±8.4)cm,树龄为 35a 左右。群落郁闭度为 0.7,每样地($100m^2$)有云南松乔木 8—12 株。乔木层伴生有少量的华山松(*P. armandii*),林下常见的灌木有亮毛杜鹃(*Rhododendron microphyton*)、碎米花杜鹃(*R. speciferum*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)和珍珠花(*Lyonia avalifolia*)等。

过火样地位于昆明市西郊筇竹寺东南侧的云南松梳林内。该梳林平均郁闭度为 0.5,平均树高(7.1±1.3)m, 胸径(26.9±6.6)cm。2010 年 5 月 15 日这一区域发生森林火,3d 后被完全扑灭。林内草本和灌木在过火时全面烧毁,少数云南松针叶也被烧毁。云南松树干、枝条和球果留存,但树干和枝条后被发现逐渐干死。2014 年 8 月对过火地野外调查发现,草本和灌木种类已基本恢复,灌草丛中可见有高约 30cm 的云南松幼苗。

1.2　非过火地植冠种子库调查

云南松球果种子发育历时 2a,受精后的次年 10 月果实成熟[21]。云南松主干和侧枝的顶部每年分化生长一次形成明显的节,球果生长在节上。根据所在节距枝顶的节间数,可确定球果在植冠上的保存年代。

2013 年 1 月在筇竹寺附近云南松林共设置 5 块 10m×10m 的样地,2 人合作以株为单位调查记录每树植冠中各年份的开放和闭合球果的数量。各样地每株云南松每宿存年采 3 个闭合球果,同一样地所有植株同一宿存年球果合并混合带回,供球果种子数、种子萌发率和温度对球果开放时间的影响等统计和测试。

每样地各年份抽出 3 个球果统计种子数,15 个球果的平均值为各宿存年每球果的种子数。

开放球果比例为同一宿存年的球果(开放和闭合的)中闭合球果数所占百分比。

植株年种子产量为各宿存年的闭合和开放球果数乘以同年生抽样球果的平均种子数之和,样地同年植株种子产量之和为样地年种子产量。

不同延迟开放时间球果储藏种子数量为同一宿存年的闭合球果数乘以球果平均种子数,植冠种子库种子的储备量为调查时各年宿存闭合球果树乘球果平均种子数之合。

在调查时,当年成熟球果没有释放种子;宿存 1a 球果释放种子数为宿存 1a 开放球果数乘以宿存 1a 球果平均种子数;宿存 2a 球果释放数为同年开放球果减总球果数乘宿存 1a 开放球果比例,再乘以宿存 2a 球果平均种子数;以此类推计算宿存 3—7a 球果的释放数;宿存 8a 和 9a 没有种子释放。

植冠中各宿存年有效种子数量为种子总数乘以相同宿存时间的平均种子萌发率。

1.3　过火后植冠种子库调查

2010 年 5 月 27 日,即在火烧后第 10 天,在没有出现林冠火的过火地段设置了 3 块 10m×10m 样地,调查记录残存在每树枝条上的各年份的开放和闭合球果的数量,收集地表新掉落种子进行萌发实验。

同日在距离过火地约 10—50m 处未过火地段也设置了 3 块 10m×10m 样地,按前述的方法进行植冠种子库调查。

1.4　延迟开放球果种子活力采样与萌发率测定

每个样地每个年份采集 5 个闭合球果,在样地外收集宿存 8a 和 9a 的闭合球果。闭合球果在 40℃烘箱中烘至球果鳞片全面开放,统计每个球果中种子数量后,同一宿存年的所有球果种子混合在一起进行萌发实验。萌发实验采用培养瓶滤纸法,每瓶 20 粒种子,每个宿存年有 5 个的重复,培养箱内 25℃恒温和 12h 光照培养。胚根突破种皮 2mm 为萌发判定标准。

种子萌发率为萌发种子数量除以实验种子数。

1.5　不同烘烤温度下延迟开放球果鳞片开放时间的测定

每个样地每个宿存年份采集 10 个闭合球果混合后,每一宿存年随机选出 30 个球果分为 3 组,分别放入 40、60℃和 100℃的烘箱中观察记录每个球果 2/3 鳞片开放时需要的烘烤时间。

1.6　数据分析

样地植冠中不同宿存年间开放球果数目、闭合球果数目、种子数量、种子的萌发率和开放球果百分率的差

异显著性,以及相同宿存年过火地与未过火地植冠中开放球果比例、同一烘烤温度不同宿存年球果鳞片开放时间和相同宿存时间球果不同温度开放时间的差异显著性检验用 F 检验, 近 3 年平均种子产量与植冠种子库种子数量的差异显著性检验用 t 检验。植冠球果中的所有种子和有活力种子积累数与延迟开放年数间以 Pearson 相关系数进行相关分析。差异性检验和相关分析都利用 SPSS 13.0 进行。

2　结果与分析

2.1　云南松植冠中闭合球果与开放球果的年龄结构

云南松种子成熟需要 2a,球果和种子成熟后会宿存在植冠中。在所调查的 5 个样地间云南松球果宿存时间有所不同,宿存最长可达 9a,短的仅为 5a。植冠宿存的球果有 2 种状态,鳞片张开种子已释放的和鳞片闭合保存种子的。当年成熟球果全部闭合,随着宿存年份的增加,闭合球果的比例逐年下降。宿存 1a 的有部分球果开放,宿存 2a 的闭合球果与开放球果的数量接近,宿存 4a 开放球果数超过闭合球果数,宿存 8a 和 9a 的球果中没有保持闭合状态的(图 1)。在本研究实验样地内的云南松中未发现有球果能宿存 9a 以上的。调查样地内云南松植冠所有的宿存球果中有(50.4±21.1)%为闭合球果。

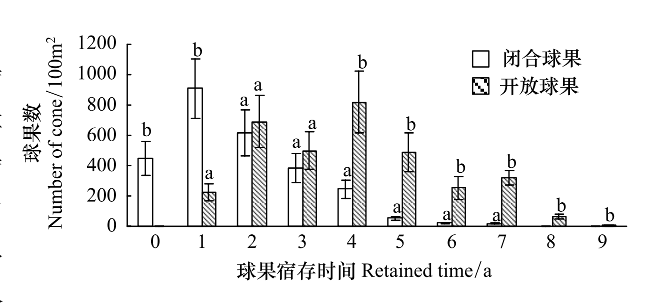


图 1　云南松植冠中闭合球果与开放球果数量年际变化

Fig.1　Variation of closed and open cones in canopy seed bank of *P. yunnanensis*

不同字母表示同一宿存年闭合与开放球果数量有极显著性差异(P<0.01);图中数据为平均数±标准差(n=5)

2.2　植冠中不同宿存年球果种子的萌发率

10 月份,当年成熟球果中的种子常规条件下萌发率不高,在植冠宿存 1a 的种子萌发率最高,随后随着宿存年份的增加种子萌发率呈现阶段性下降的趋势(图 2)。宿存 2a 以内平均萌发率可达 90%以上,显著高于其他各个年份(F=75.122,P<0.001),宿存 3 至 6a 种子的萌发率有下降的趋势,年际间差异不显著,平均萌发率为 73.9%。球果宿存 6a 后种子的萌发率急剧降低,宿存 7a 的种子的萌发率仅为 40.2%。宿存 7a 后有些球果的种子完全丧失活性,宿存 8a 还有活种子的球果的种子萌发率在 10%以下,宿存 9a 的球果中种子萌发率最高不超过 5%。

2.3　植冠种子库内有活力种子的积累与释放

由于球果延迟开放宿存,不同年份成熟的种子积累于植冠种子库(图 3)。由于 5 个样地植冠种子数量差异较大,延迟开放积累的种子数与当年种子产量没有显著差异(F=1.25,P=0.306)(图 3)。但植冠宿存球果中有活力种子数与延迟开放年数都呈现显著的正相关(R=0.394,P=0.014)。随延迟开放年增加,植冠中储藏的有活力种子的数量都有增多的趋势。当年成熟有活力的种子仅占植冠中有活力种子的 19%,成熟延迟 1a 开放的球果积累在植冠中的有活力种子数约是当年成熟有活力种子的 2.9 倍。延迟开放 1—4a 的球果对种子积累的贡献较大,占植冠种子库的 98%。5 个样地云南松植冠种子库规模在平均每 100m^2 储存种子 119730 粒,其中有活力的种子 105019 粒,是调查年种子产量(24820 粒)的约 4 倍,是近 3 年种子年均产量(46231 粒)的约 2 倍(图 4)。

在没有发生过林火的云南松林,除当年成熟球果外,1a 以前成熟的球果中有的闭合球果,也有开放球果。开放球果的比例随宿存年增加而升高(图 5)。植冠宿存 1a 的球果中,有 16.6%的球果开放;宿存 5a 球果中开放的已占 90%;宿存 8a 球果全部开放。1 年以前成熟的宿存球果 1 月起就会有球果开放释放种子,4 月和 5 月是释放种子的高峰期。每年不同年份成熟的延迟开放球果中,都会有一些球果开放释放种子。同年成熟的宿存球果在 8a 内逐渐开放释放出种子。调查当年每 100m^2 释放种子约(31491±24661)粒,高于当年种子产量(24820±16373)粒,但低于近 3 年种子年均种子产量(46231±33150)粒。

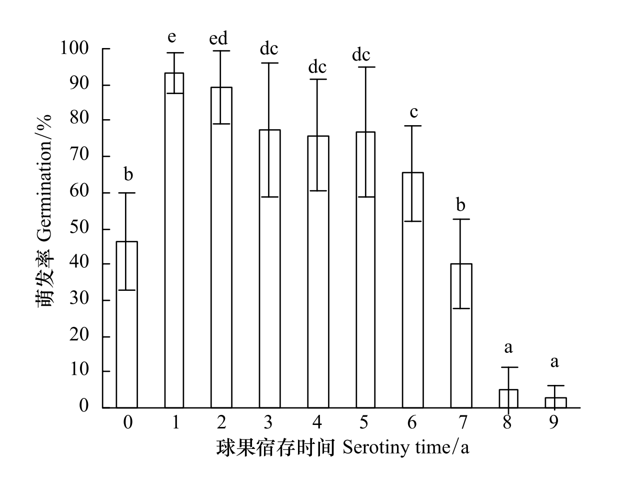


图 2　云南松植冠种子库中不同宿存时间闭合球果中的种子萌发率的比较

Fig.2　Compare germination among seeds in different serotiny time in the canopy seed bank of *P. yunnanensis*

不同字母表示不同宿存时间的闭合球果中种子的萌发率有极显著性差异($P<0.01$);图中数据为平均数±标准差($n=5$)

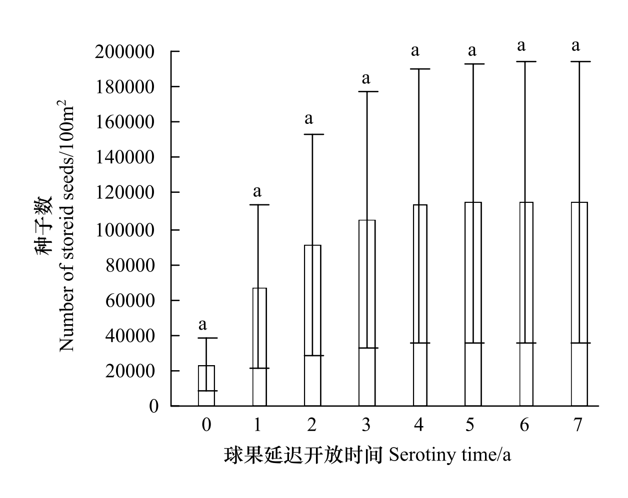


图 3　有球果宿存云南松植冠中有活力种子积累过程

Fig.3　Accumulation of sound seeds in the canopy seed bank of *P. yunnanensis*

相同字母表示不同延迟开放时间(a)样地植冠中积累的有活力种子数量没有显著性差异($P>0.05$); 图中数据为平均数±标准差($n=5$)

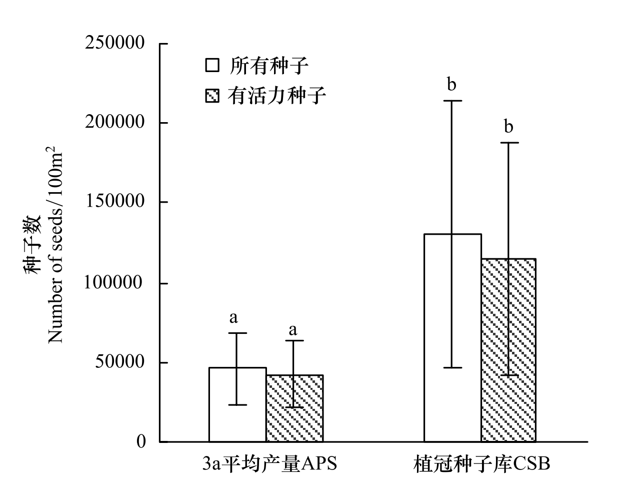


图 4　云南松植冠种子库种子的储备量与近 3 年年均种子产量的比较

Fig.4　Compare Pinus yunnanensis accumulate seeds in canopy seed bank (CSB) with annual production of seeds (APS) in 3 year

不同字母表示平均产量与种子库积累量间有极显著性差异($P<0.01$);图中数据为平均数±标准差($n=5$)

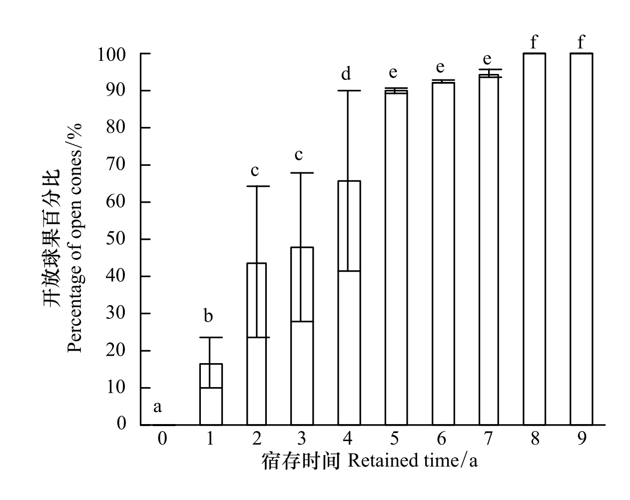


图 5　云南松植冠中各宿存时间球果中开放球果占的比例

Fig.5　Percentage of open cones in the canopies of *P. yunnanensis* forests in different retained time

不同字母表示有极显著性差异($P<0.01$);图中数据为平均数±标准差($n=5$)

2.4　过火与非过火地段云南松球果开放及种子释放的比较

火烧对云南松植冠种子库球果释放种子有促进作用,森林地面过火后宿存球果大量开放(图 6)。宿存约半年的球果有大约 80% 开放,宿存 1a 以上的球果几乎全部开放释放出种子。地面火烧后植冠种子库每 100m^{2}释放种子约 81690 粒,是未火烧样地释放种子数量的约 2.6 倍。过火地段云南松释放种子的萌发率为(69.8±22.75)%。

2.5 温度对球果鳞片开放的影响

云南松当年成熟球果在 40℃下需烘烤约 1760min 后开放。当温度提高至 60℃时,球果开放的时间减少到了约 400min。烘烤温度升至 100℃时,开放的时间已经减少至约 50min(图 7)。相对于当年成熟球果,宿存时间延长相同高温烘烤球果开放的时间缩短。宿存 1a 和 2a 的云南松球果在 40℃下烘烤时,其开放时间为 466min 和 54min。60℃的开放时间分别降至约 30min 和 26min;当烘烤温度升至 100℃时,开放时间约 22min 和 10min。

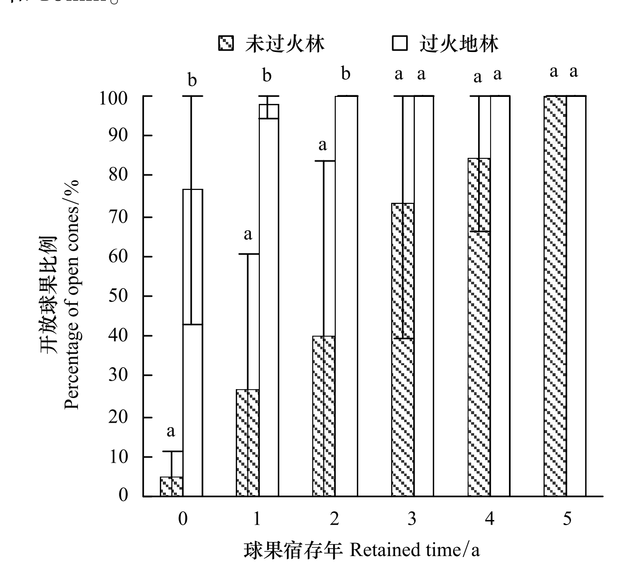


图 6 火烧与未火烧样地云南松植冠种子库不同年龄开放球果比例的比较

Fig.6 The percentage of open cones Compare between post-fire and none-fire plots

不同字母表示同一宿存年有火烧与未火烧样地开放球果比例极显著性差异($P<0.01$);图中数据为平均数±标准差($n=3$)

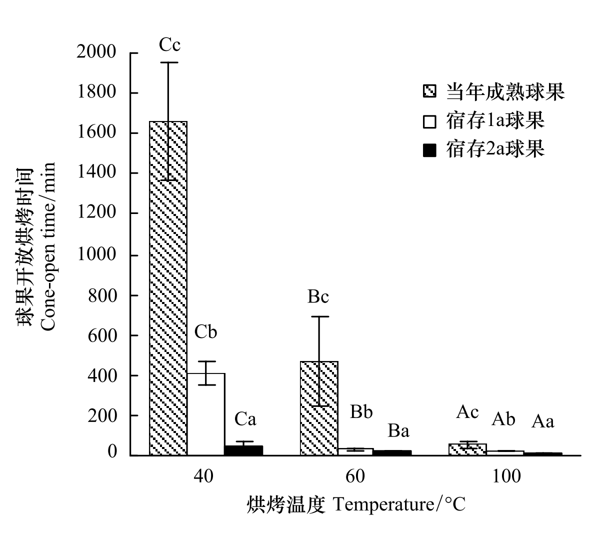


图 7 烘烤温度与球果开放时间的关系

Fig.7 Cone-opening time of cones of different Serotiny time at different temperature

不同小写字母表示相同温度不同宿存时间球果开放有显著性差异($P<0.05$),不同大写字母表示相同宿存时间球果不同温度开放时间有显著性差异($P<0.05$);图中数据为平均数±标准差($n=10$)

3 讨论

云南松球果成熟后不马上脱落,而宿存在植冠且保持闭合不释放出种子。研究的样地中,除当年成熟球果外,植冠中有 1—8a 前成熟保持闭合的宿存球果(图 1),其中储存的大多数种子都具有活力(图 2)。云南松球果延迟释放种子的这些特征与澳洲和地中海延迟开放物种的基本一致[5,22]。根据植冠种子库的定义[4,23],可以认为云南松具有植冠种子库,云南松是延迟开放物种。结合之前在欧洲、非洲、美洲和澳洲都已发现有延迟开放物种[4],云南松具有植冠种子库表明,延迟开放物种在全球范围都有分布。

根据种子的脱落过程,植冠种子库被分为严格植冠(strongly serotinous)和非严格植冠种子库(weakly serotinous)[4]。一些延迟开放植物只有发生火烧时才能释放种子,属于严格植冠种子库[4,11]。而有些延迟开放植物在非林火发生期间会有一些种子被释放,其植冠种子库属于非严格植冠种子库[3]。在没有发生过林火的地段,云南松植冠宿存的球果中有一些是鳞片开放的球果,其中的种子已被释放。而且,随宿存年代增加,植冠中同一年成熟的宿存球果中开放的逐渐增加。这表明在不发生火期间,与其它具有非严格植冠种子库的物种一样[5],云南松的植冠种子库也会逐渐将宿存时间长的球果中的种子释放,云南松植冠种子库属于非严格植冠种子库。非严格植冠种子库的成因和适应意义目前还不太清楚[12],有学者认为非严格植冠种子库有利于在不发生火时也可更新[12,24]。云南松是滇中地区森林演替的先锋树种[21],这一地区除火干扰以外还有其他干扰,如干旱和滑坡等。也就是说在不发生林火期间,对云南松也有种子更新的需要。非严格植冠种子库有利于云南松维护分布优势,成为最常见的森林。

延迟开放时间在种间和种内会有不同和差异[25],延迟开放时间被认为主要是受生境火发生频度和强度以及种子寿命的影响[8,26-27]。研究发现,云南松植冠种子库中储存 7a 以内的种子的萌发率随球果宿存时间增加而逐渐下降,但超过 7a 后种子萌发率急剧下降,宿存 8a 以上的球果的种子基本都已没有萌发能力。在云南松林中没有发现宿存超过 9a 的球果,球果最长延迟开放时间与球果中种子的寿命呈现一致性。

多数延迟开放植物被认为是对周期性火烧的适应[4,16,23,28],火烧的高温可诱导球果鳞片开放释放种子(图 7)。易火生境中有的植物的种子还有热冲击现象,即萌发前 40—70℃以上的高温短时刺激可提高萌发率[16,25,29]。云南松球果在高温烘烤和发生林下地表火都可诱导球果鳞片开放释放种子(图 6,图 7),而且种子萌发前 60℃高温处理后也可提高萌发率[30]。这与澳洲和地中海易火生境的延迟开放物种的表现基本一致[22],延迟开放已被认为是松属典型的对火干扰适应的性状[25,29]。云南松球果的延迟开放也是对生境周期性火烧的适应。

在北半球已发现的延迟开放物种中,松属的种类较为常见[4]。中国是世界松科植物的分布中心之一,有 22 种松属植物[31],目前只有云南松确认是延迟开放物种。已发现的延迟开放物种基本分布于地中海气候类型的“易火生物气候(Fire bioclimate)”生态系统中[32-34]。由于受西南季风的影响,滇中高原的气候与中国东部的湿润气候不同,而与地中海地区的“易火生物气候”的气候特征相似。全年分为明显的干湿两季,最高气温多出现的干季的末期,地表极为干燥,易发生山火。滇中高原是森林火灾高发区[20,35],其林火的历史可追溯到 2.5 亿年前的二叠纪晚期[20]。这时期也正是松树等裸子植物兴起的时期[36]。作为以滇中高原为起源和分布中心的物种[21],云南松的植冠种子库以及高温促进种子萌发[30]等火适应性状表明,火可能在远古和现代都是滇中高原生态系统的重要干扰因素,一方面成为植物进化选择压力[18,37-38],另一方面也可能影响着生态系统的结构和过程[25,37-39];中国松属物种的进化也与火有关,火在整个松属的进化与分化有重要的作用和影响[25],滇中高原生态系统有可能是火成生态系统。

致谢:参加野外工作的还有常云霞、施展、王玲玲和赵冠华等,特此致谢。

参考文献(References):

[1] Roberts H A. Seed banks in soils // Coaker T H, ed. Advances in Applied Biology. London: Academic Press, 1981: 1-55.

[2] Le Maitre D C. Current interpretations of the term serotiny. South African Journal of Science, 1984, 81: 284-290.

[3] Lamont B B. Canopy seed storage and release: what's in a name?. Oikos, 1991, 60(2): 266-268.

[4] Lamont B B, Le Maitre D C, Cowling R M, Enright N J. Canopy seed storage in woody plants. The Botanical Review, 1991, 57(4): 277-317.

[5] Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos J A. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. Journal of Ecology, 2001, 89(4): 629-638.

[6] GuttermanY, Ginott S. Long-term protected "seed bank" in dry inflorescences of *Asteriscus pygmaeus*; achene dispersal mechanism and germination. Journal of Arid Environments, 1994, 26(2): 149-163.

[7] Ayre D, O'Brien E, Ottewell K, Whelan R. The accumulation of genetic diversity within a canopy-stored seed bank. Molecular Ecology, 2010, 19(13): 2640-2650.

[8] Barrett L G, He T, Lamont B B, Krauss S L. Temporal patterns of genetic variation across a 9-year-old aerial seed bank of the shrub *Banksia hookeriana* (Proteaceae). Molecular Ecology, 2005, 14(13): 4169-4179.

[9] Günster A. Seed bank dynamics-longevity, viability and predation of seeds of serotinous plants in the central Namib Desert. Journal of Arid Environments, 1994, 28(3): 195-205.

[10] Enright N J, Mosner E, Miller B P, Johnson N, Lamont B B. Soil vs. canopy seed storage and plant species coexistence in species-rich Australian shrublands. Ecology, 2007, 88(9): 2292-2304.

[11] Goubitz S, Nathan R, Roitemberg R, Shmida A, Ne'eman G. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. Plant Ecology, 2004, 173(2): 191-201.

[12] Midgley J J. What are the relative costs, limits and correlates of increased degree of serotiny? Austral Ecology, 2000, 25(1): 65-68.

[13] Benkman C W, Siepielski A M. A keystone selective agent? Pine squirrels and the frequency of serotiny in lodgepole pine. Ecology, 2004, 85(8):

2082-2087.

[14] Ma J L, Liu Z M, Zeng D H, Liu B. Aerial seed bank in *Artemisia* species: how it responds to sand mobility. Trees, 2010, 24(3): 435-441.

[15] Zedler P H. Closed-cone conifers of the chaparral. Fremontia, 1986, 14(3): 14-17.

[16] Keeley J E, Pausas J G, Rundel P W, Bond W J, Bradstock R A. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. Trends Plant Science, 2011, 16(8): 406-411.

[17] Pausas J G, Bradstock R A, Keith D A, Keeley J E. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. Ecology, 2004, 85(4): 1085-1100.

[18] Bond W J, Woodward F I, Midgley G F. The global distribution of ecosystems in a world without fire. New Phytologist, 2005, 165(2): 525-538.

[19] 赵凤君, 舒立福, 田晓瑞, 王明玉. 1957—2007 年云南省森林火险变化. 生态学杂志, 2009, 28(11): 2333-2338.

[20] Shao L Y, Wang H, Yu X H, Lu J, Zhang M Q. Paleo-fires and atmospheric oxygen levels in the latest permian: evidence from maceral compositions of coals in Eastern Yunnan, Southern China. Acta Geologica Sinica: English Edition, 2012, 86(4): 949-962.

[21] 金振洲, 彭鉴. 云南松. 昆明: 云南科技出版社, 2004: 1-9, 47-50, 278-279.

[22] Enright N J, Lamont B B, Marsula R. Canopy seed bank dynamics and optimum fire regime for the highly serotinous shrub, *Banksia hookeriana*. Journal of Ecology, 1996, 84(1): 9-17.

[23] 马君玲, 刘志民. 植冠种子库及其生态意义研究. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1329-1333.

[24] Clarke P J, Knox K E J, Butler D. Fire, soil fertility and delayed seed release: a community analysis of the degree of Serotiny. Evolutionary Ecology, 2013, 27(2): 429-443.

[25] Pausas J G. Evolutionary fire ecology: lessons learned from pines. Trends in Plant Science, 2015, 20(5): 318-324.

[26] Holmes P M, Newton R J. Patterns of seed persistence in South African fynbos. Plant Ecology, 2004, 172(1): 143-158.

[27] Cramer M D, Midgley J J. Maintenance costs of serotiny do not explain weak serotiny. Austral Ecology, 2009, 34(6): 653-662.

[28] He T H, Pausas J G, Belcher C M, Schwilk D W, Lamont B B. Fire-adapted traits of *Pinus arose* in the fiery Cretaceous. New Phytologist, 2012, 194(3): 751-759.

[29] Verdú M, Pausas J G. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean basin woody plant communities. Journal of Ecology, 2007, 95(6): 1316-1323.

[30] 常云霞, 苏文华, 杨锐, 杨建军, 杨波. 短时高温处理对云南松种子萌发的影响. 西南林业大学学报, 2014, 34(2): 19-24

[31] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第七卷): 裸子植物门. 北京: 科学出版社, 1978: 204-204.

[32] Lamont B B, Enright N J. Adaptive advantages of aerial seed banks. Plant Species Biology, 2000, 15(2): 157-166.

[33] Tapias R, Climent J, Pardos J A, Gil L. Life histories of Mediterranean pines. Plant Ecology, 2004, 171(1/2): 53-68.

[34] Naveh Z. The evolutionary significance of fire in the mediterranean region. Vegetatio, 1975, 29(3): 199-208.

[35] 李光. 云南省森林火因分析及管理对策. 森林防火, 2000, (2): 10-11.

[36] 陆素娟, 李乡旺. 松属的起源、演化及扩散. 西北林学院学报, 1999, 14(3): 1-5.

[37] Bowman D M J S, Balch J K, Artaxo P, Bond W J, Carlson J M, Cochrane M A, D'Antonio C M, DeFries R S, Doyle J C, Harrison S P, Johnston F H, Keeley J E, Krawchuk M A, Kull C A, Marston J B, Moritz M A, Prentice I C, Roos C I, Scott A C, Swetnam T W, van der Werf G R, Pyne S J. Fire in the earth system. Science, 2009, 324(5926): 481-484.

[38] Pausas J G, Keeley J E. A burning story: the role of fire in the history of life. Bioscience, 2009, 59(7): 593-601.

[39] Don Bradshaw S, Dixon K W, Hopper S D, Lambers H, Turner S R. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. Trends in Plant Science, 2011, 16(2): 69-76.